氮沉降对不同入侵程度加拿大一枝黄花化感作用的影响[1]

胡文杰，梁秋菊，和昱含，孙见凡*

（江苏大学 环境生态研究所，江苏 镇江 212000）

摘要：为探究全球氮沉降影响外来植物入侵扩张的作用机制。该文通过受控模拟试验，以入侵植物加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis* L.)为对象，研究了 3 种氮水平(N0、N5 和 N12)下 5 种不同入侵程度（种内及种间竞争）的加拿大一枝黄花凋落叶浸提液对本地植物莴苣(*Lactuca sativa* L.)种子萌发和幼苗生长的化感作用的影响。结果表明：(1) N0、N5 和 N12 处理下的不同入侵程度加拿大一枝黄花凋落叶浸提液均显著抑制莴苣的萌发和生长。其中 N5 土壤入侵初期(S1A3)处理浸提液的化感作用最显著，其发芽速度指数、发芽活力指数、根长、株高和叶长比对照分别降低了 61%、79%、84%、68%和 13%。此时凋落叶中的总酚和总黄酮含量最高，分别为 0.48 mg g^{-1} 和 1.50 mg g^{-1}。(2)相同氮添加下，入侵程度对加拿大一枝黄花化感作用有显著影响，随着入侵程度的增加，加拿大一枝黄花化感作用显著减弱。入侵初期(S1A3)凋落叶化感作用显著高于入侵后期(S3A1)。(3)相同入侵程度下，氮添加对加拿大一枝黄花化感作用有显著影响，N5 氮沉降处理的加拿大一枝黄花化感作用比 N0 或 N12 处理显著增加。(4)氮添加与入侵程度有交互作用，两者共同作用显著影响了莴苣种子的综合化感作用。因此，氮沉降可能会增强入侵初期加拿大一枝黄花凋落叶对本地植物的化感抑制作用，进一步促进外来植物的成功入侵。这为进一步研究加拿大一枝黄花的化感作用及生态防治提供了一定的理论参考。

关键词：氮沉降，化感作用，加拿大一枝黄花，凋落叶，入侵程度

中图分类号：Q945　　　　**文献标识码：**A

Allelopathy of *Solidago canadensis* with different invasion degrees under nitrogen deposition

HU Wenjie, LIANG Qiuju, HE Yuhan, SUN Jianfan*

(*Institute of Environment and Ecology*, *Jiangsu University*, Zhenjiang 212013, Jiangsu, China)

Abstract: Increased global nitrogen deposition has been seen as a possible new driver for the expansion of many invasive plants. But its mechanism of action remains unclear. Therefore, this study aimed to examine the effects nitrogen deposition on the invasion degree of a worldwide clonal invasive weed *Solidago canadensis*. To conduct this research, three kinds of nitrogen levels (N0, N5 and N12) were set up to simulate different degrees of nitrogen deposition and five

---

基金项目：国家自然科学基金（31971427）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31971427)]。

作者简介：胡文杰(1994-)，男，安徽合肥人，硕士研究生，研究方向为入侵生态学、化学生态学，（E-mail）826183042@qq.com。

通信作者：孙见凡，副教授，硕士研究生导师，主要从事入侵生态学、化学生态学、环境微生物学等研究，（E-mail）michaelsjf@126.com。

different competition levels (intraspecies and interspecies) through controlled simulation experiments to obtain *Solidago canadensis* litter. Then the allelopathy of the extract of the *S. canadensis* litter leaf on *Lactuca sativa* seeds was studied. The results showed that: (1) *Solidago canadensis* litter of different invasion levels under N0, N5 and N12 nitrogen addition treatment significantly inhibited the germination and growth of *Lactuca sativa*. In addition, the allelopathic effect of the extract at the initial stage of invasion (S1A3) under the addition of N5 was the most significant, and its germination speed index, germination vitality index, root length, plant height, and leaf length were respectively reduced by 61%, 79%, 84% , 68% and 13% compared with the control. At this time, the total phenol and total flavonoid content in litter were 0.48 mg g^{-1} and 1.50 mg g^{-1} respectively. (2) Under the same nitrogen addition, the degree of invasion had a significant effect on the allelopathic effect of *Solidago canadensis.* With the increase of the proportion of *Artemisia argyi*, the allelopathic effect of the extract significantly increased and the content of litter allelochemicals in the early invasion (S1A3) was significantly higher than that in the late invasion (S3A1). (3) When the invasion degree is the same, the allelopathic effect of N5 nitrogen addition treatment is significantly higher than that of N0 or N12 nitrogen addition treatment. (4) Nitrogen addition has an interaction with the degree of invasion and their combined effect significantly affects the allelopathic effect of *Lactuca sativa* seeds. It can be inferred that nitrogen deposition may enhance the allelopathic inhibition effect of *Solidago canadensis*. litters on native plants and further promote the successful invasion of invasive plants. This provides a theoretical reference for further research on the allelopathy and ecological control of *Solidago canadensis*.

Key words: nitrogen deposition, allelopathy, *Solidago canadensis*, litter, invasion degree

外来植物的入侵已对当地生态系统和区域经济构成严重威胁(Roxburgh et al., 2004)。根据新武器假说(Novel Weapons Hypothesis, NWH)理论，化感作用已被认为是促成外来植物成功入侵的主要机制之一(Keane & Crawley, 2002; Kaur & Kohli, 2013)。已有研究发现，紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)，银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)，鬼针草(*Bidens pilosa*)等外来入侵植物可以通过凋落叶或根系分泌物向入侵地输入化感物质，进而抑制本地共存植物种子萌发和幼苗生长或影响其竞争力(Chou, 2006; Hierro & Callaway, 2003; 闫静等，2016)。前人的研究多是集中在入侵植物与本地植物直接或间接作用，很少联系全球气候变化，特别是大气氮沉降。近年来，随着城市化及工业化进程的快速推进，氮肥的过量使用及化石原料的大量消耗等人类活动的日益增加，导致氮沉降已成为影响自然生态系统的最重要的环境因素之一(Liu et al., 2013)。氮素作为陆地生态系统最重要的限制性元素之一，氮沉降导致土壤中可利用的氮以及植物体内的氮含量增加，进而影响到植物生长发育及各项生命活动。有研究发现，不同物种对氮沉降增加有不同响应。土壤中有效氮的增加往往有益于速生的物种，它们能迅速将氮转化，从而在竞争中胜出(Nordin et al., 2005)。氮沉降导致的营养资源水平的改变可能对本地种和入侵种造成不同的影响。不仅如此，氮沉降还对陆地生态系统的物种组成、种间竞争、凋落物分解和生态系统功能等有重要影响(Wang & Chen, 2019; Bobbink et al., 2010; Matson et al., 2002)。因此，在大气氮沉降背景下考虑植物入侵风险是十分有必要的。

加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)原产于北美洲，是菊科多年生草本植物。曾作为观赏植物引入中国，随后逃逸至野外，并迅速生长扩散蔓延成为恶性杂草(Zihare & Blumberga, 2017)。它在中国广泛分布，并显著改变了当地的生态系统和生物多样性，造成相当大的经济损失。近年来，大量研究表明加拿大一枝黄花水浸提液有很强的化感作用(Huang et al., 2013)，可以显著抑制花菜、萝卜和小麦等多种植物种子的萌发和幼苗生长(Huang & Ying,

2007; Yang et al., 2007; 方芳等，2007)，随浓度的增加抑制作用不断增强。迄今已经从加拿大一枝黄花中分离提取出多种活性物质，包括挥发性萜类、黄酮类、酚类、植物精油等，部分物质具有抗虫、抗菌活性、化学防御及化感抑制等作用(Huang et al., 2012; 吴娜等，2016)。模拟氮沉降对植物的影响已有较多研究，但多数集中在对植株生长形态、生物量分配和叶特征影响方面的研究(Wan et al., 2018)，关于氮沉降对入侵植物化感作用潜力的影响及其机理的报道较少。因此，本文以加拿大一枝黄花与本地艾(*Artemisia argyi*)为对象，通过在温室设置不同氮水平和竞争水平（种内及种间）种植加拿大一枝黄花并获取其凋落叶(Ren et al., 2019)。研究其凋落叶水浸提液对本地植物莴苣种子萌发和幼苗生长的化感作用的影响，并测定凋落叶中总酚和总黄酮两种主要化感物质的含量(Bärlocher & Graça, 2005)。本研究旨在探讨以下三个科学问题：(1)在氮沉降背景下，入侵植物对本地植物的化感作用是否会增强？(2)不同竞争水平处理下（种内及种间）的入侵植物凋落物的化感作用是否存在差异？(3)氮沉降及不同竞争水平处理是否存在交互作用？本研究结果将为进一步探明加拿大一枝黄花成功的入侵机制提供实验依据，特别是在全球氮沉降背景下，探讨大气氮沉降与外来植物入侵之间的关系，为有效防治入侵提供重要的理论基础和指导意义。

1 材料与方法

1.1 材料准备

于2016年10月下旬，在江苏镇江郊区开阔的野外收集加拿大一枝黄花和本地艾的种子，置实验室避光储存。土壤取自加拿大一枝黄花和艾共同生长的地方，土壤总氮(TN)含量为（747.10 ± 14.90） mg·kg^{-1}，硝态氮(NO_3^--N)含量为（4.62 ± 0.56） mg·kg^{-1}，铵态氮(NH_4^+-N)含量为（36.20 ± 13.77） mg·kg^{-1}。

1.2 试验设计

1.2.1 加拿大一枝黄花种植及其凋落叶准备

2017 年 5 月，将加拿大一枝黄花和艾这两种植物的种子分别置于温室花盆（直径 24 cm，高度 18 cm)培养，每盆装土 3 kg。研究地大气区域总氮沉降量约为 5 g·m^{-2}·yr^{-1}(Wang et al., 2017)。因此，氮沉降添加浓度设置为 5 g·m^{-2}·yr^{-1} (N5)和 12 g·m^{-2}·yr^{-1} (N12)，模拟本世纪末的大气氮沉积水平。根据花盆的大小，N5 和 N12 处理分别每盆添加 0.23 g 和 0.54 g 氮素。为保持自然大气 N 沉积的全球平均比率，氮素用 KNO_3：NH_4Cl：尿素=1：1：1 比例的混合，每 1 g 氮素中含有 0.47 g KNO_3、0.25 g NH_4Cl 和 0.28 g 尿素(Fowler et al., 2013)。为平衡氮素对幼苗的营养限制和毒性效应（灼伤幼苗），将氮素融入 100 mL 水溶液分 7 周添加到花盆中。每周氮素溶液按 1∶1∶1∶1∶2∶2∶2 比例关系逐渐增加。同时，空白处理每次都接受等量的蒸馏水作为对照。为了模拟加拿大一枝黄花在野外不同入侵程度（竞争程度），我们采用 1 株加拿大一枝黄花(S1)，3 株加拿大一枝黄花(S3)，1 株加拿大一枝黄花混种 3 株艾草(S1A3)，2 株加拿大一枝黄花混种 2 株艾草(S2A2)，3 株加拿大一枝黄花混种 1 株艾草(S3A1)五种竞争模式培养，其中 S1 和 S3 模拟不同程度的加拿大一枝黄花完全入侵（有无种内竞争），S1A3、S2A2 和 S3A1 分别模拟加拿大一枝黄花入侵初期、中期和后期（不同种间竞争强度）。每个处理设置 5 个重复。本试验共设 75 盆（3 N 水平 ×5 种植模式 ×5 重复），种植 90 天后小心收取加拿大一枝黄花的叶片。收取的叶片样品在收集后彻底洗涤并在 40℃下烘干 72 h。

1.2.2 凋落叶化感试验

将烘干的 15 种不同处理 30 g 加拿大一枝黄花凋落叶在 1 000 mL 蒸馏水，室温下浸泡 48 h 后过滤。制成的浸提液(30 g·L^{-1})放入 4 ℃ 保存。使用蒸馏水对照(CK)，试验共包括 16 个处理，每个处理设置 5 个重复。将莴苣种子表面用 1%次氯酸钠灭菌，取 30 个饱满的种子小心地移到垫有两层滤纸的培养皿中（直径：9 cm），各加入上述处理溶液 5 mL。将培

养皿置于温控培养箱遮光培养 14 d。每天在每个培养皿中补加 0.5 mL 去离子水或凋落叶浸提液，同时计算发芽种子的数量。

1.3 指标测定及方法

培育 14 d 后，每个培养皿随机抽取 10 个幼苗，对莴苣种子萌发和幼苗生长指标值进行估算。测量苗高、根长、叶长和叶宽。同时测定幼苗生物量（鲜重和干重）。

叶形指数=叶长/叶宽。

含水率=（鲜重-干重）/鲜重。

发芽势=培养第三天（即发芽高峰期）时的发芽种子数/受试者种子总数。

当 10 d 后没有新的萌发，发芽率=萌发种子数量/受试者种子总数。

发芽指数=∑GI/I，其中 I 表示培养的时间(d)，GI 表示当天发芽种子的数量。

发芽活力指数=发芽指数×幼苗鲜重。

发芽率指数=发芽率×发芽指数。

化感指数(response index, *RI*)=*C*/*T*-1,其中 *C* 为不同处理的浸提液下的莴苣种子萌发和幼苗生长指标，*T* 为空白对照的生长指标，*RI* 值＜0 表示抑制作用，*RI* 值＞0 表示促进作用。上述的莴苣种子生长指标的各项化感指数 *RI* 值相加为莴苣的综合化感作用指数(synthetical allelopathic index, *RIS*)，以评价加拿大一枝黄花凋落叶浸提液对莴苣种子萌发和幼苗生长的化感作用(Reigosa et al., 1999)。

使用福林酚法测定各处理的加拿大一枝黄花凋落叶的总酚含量，以没食子酸作为标准品进行对照(Li et al., 2010; Orhan et al., 2012)。使用三氯化铝测定黄酮含量，使用芦丁作为标准品进行对照(Kassim et al., 2011)。

1.4 数据分析

在数据分析之前，确定方差的正态性和均匀性的统计分析偏差。用方差分析(ANOVA)评估莴苣种子萌发和幼苗生长指标之间的差异，然后用 Tukey s-b 检验进行多重比较。在 P 值等于或小于 0.05 时，有统计学意义的差异。使用 IBM SPSS Statistics(版本 22.0; IBM Corp, Armonk, NY, USA)执行所有统计分析。

2 结果与分析

2.1 加拿大一枝黄花浸提液对莴苣种子萌发及生长的影响

由表 1 可以看出，不同处理条件下的加拿大一枝黄花凋落叶浸提液对莴苣种子的萌发均表现出抑制作用。N0 处理不同入侵程度的凋落叶浸提液均抑制了莴苣种子萌发，其中 S3A1 处理的凋落叶浸提液比 CK 降低了 18%；在 N5 处理下，S3A1 的凋落叶浸提液虽然降低了莴苣种子萌发率，但未达到显著差异水平，其余处理的凋落叶浸提液均显著降低了种子萌发率；在 N12 处理下，仅 S1 和 S1A3 的凋落叶浸提液抑制显著，比 CK 分别降低了 17%和 18%的萌发率。3 种氮处理的萌发率差异说明氮添加一定程度上缓解了凋落叶对莴苣种子萌发的抑制。所有处理的凋落叶浸提液都显著降低莴苣发芽速度指数和萌发活力指数，然而各处理之间发芽速度指数无差距。萌发活力指数在 N5 处理 S1A3 时凋落叶浸提液影响萌发活力指数最显著，比 CK 降低了 79%。

对于莴苣幼苗的生长，加拿大一枝黄花浸提液也表现出抑制作用。与 N5 处理的浸提液相比，总体上根长、株高、叶长、叶宽及鲜重在 N12 处理的抑制效果减轻，但是不同部位对浸提液反应程度不同。根长对浸提液的反应最敏感，各处理的凋落叶浸提液均显著抑制根长生长，在 N5 处理 S2A2 时抑制最显著，比 CK 降低了 86%；高氮添加缓解了浸提液了抑制作用，N12 处理 S1 比 CK 仅降低了 50%。株高对浸提液的反应也很敏感，N5 处理 S2A2 比 CK 降低了 76%，其他处理均显著降低了株高，但各处理之间无明显差异。叶长及鲜重均受到浸提液显著影响，但效果有所减弱，叶长在 N5 处理 S2A2 时抑制效果最明显，比 CK

降低了 22%，在 N0 处理 S3A1 时抑制最弱，比 CK 减低了 7%；鲜重在 N5 处理 S2A2 时抑制效果最明显，比 CK 降低了 45%，在 N12 处理 S1 和 S3 时鲜重有所降低，但无明显差距。莴苣种子各部位的抑制差异说明凋落叶对种子不同部位的细胞结构影响程度不同。

双因素方差分析结果表明：无论是氮沉降还是入侵程度处理下，加拿大一枝黄花凋落叶均显著影响莴苣种子。其中，氮添加显著影响了莴苣根长、株高、发芽率、萌发活力指数和幼苗鲜重；入侵程度显著影响了莴苣根长、叶长、发芽速度指数、萌发活力指数和幼苗鲜重。两者共同作用下，略微减轻凋落叶的化感作用，但仍对莴苣根长、叶长、萌发活力指数、幼苗鲜重产生了显著影响（表 2）。以上结果说明不同处理的加拿大一枝黄花凋落叶均具有化感作用，可以显著抑制莴苣种子的萌发与生长。

表 1 加拿大一枝黄花凋落叶浸提液对莴苣萌发和生长的影响

氮沉降 Nitrogen deposition	入侵程度 Invasion degree	发芽率 Germination rate	发芽速度指数 Germination speed index	萌发活力指数 Germination vitality index	根长 Root length (cm)	株高 Plant height (cm)	叶长 Leaf length (cm)	幼苗鲜重 Fresh weight of seedling (g)
N0	S1	0.78 ±0.02 b	20.08 ±1.32 bc	2.66 ±0.17 bcde	0.38 ±0.04 cd	0.76 ±0.04 bc	0.61 ±0.01 de	0.13 ±0.01 cde
	S3	0.77 ±0.03 b	18.43 ±1.66 bc	2.66 ±0.23 bcde	0.47 ±0.03 cd	0.95 ±0.06 bc	0.70 ±0.02 bcde	0.14 ±0.00 bcde
	S1A3	0.77 ±0.02 b	17.09 ±1.20 bc	2.12 ±0.19 cde	0.32 ±0.02 cd	0.60 ±0.03 bc	0.68 ±0.05 cde	0.12 ±0.01 de
	S2A2	0.79 ±0.03 b	19.56 ±1.71 bc	2.89 ±0.25 bcd	0.50 ±0.03 cd	0.71 ±0.03 bc	0.73 ±0.02 bcd	0.15 ±0.01 bcd
	S3A1	0.75 ±0.02 b	18.05 ±0.93 bc	2.79 ±0.16 bcd	0.56 ±0.02 cd	0.89 ±0.08 bc	0.83 ±0.02 b	0.15 ±0.00 bcd
N5	S1	0.75 ±0.04 b	17.58 ±2.81 bc	2.44 ±0.44 cde	0.49 ±0.06 cd	0.69 ±0.02 bc	0.73 ±0.03 bcde	0.14 ±0.00 cde
	S3	0.76 ±0.03 b	17.10 ±1.15 bc	2.07 ±0.13 cde	0.40 ±0.04 cd	0.65 ±0.01 be	0.74 ±0.02 bcd	0.12 ±0.01 de

Table 1 Effects of *Solidago canadensis* litter extract on lettuce germination and growth

	S1A3	0.75 ±0.04 b	14.83 ±1.83 c	1.61 ±0.17 e	0.30 ±0.02 cd	0.60 ±0.04 bc	0.77 ±0.01 bc	0.11 ±0.01 e
	S2A2	0.75 ±0.02 b	18.29 ±1.63 bc	2.17 ±0.28 cde	0.27 ±0.02 d	0.46 ±0.02 c	0.60 ±0.01 e	0.12 ±0.01 de
	S3A1	0.83 ±0.02 ab	20.18 ±1.33 bc	2.88 ±0.20 bcd	0.36 ±0.04 cd	0.71 ±0.04 bc	0.74 ±0.02 bcd	0.14 ±0.01 bcde
	S1	0.76 ±0.03 b	17.25 ±1.45 bc	3.09 ±0.35 be	0.99 ±0.10 b	1.02 ±0.03 b	0.72 ±0.02 bcde	0.18 ±0.01 ab
	S3	0.85 ±0.01 ab	20.84 ±1.41 bc	3.62 ±0.21 b	0.58 ±0.03 c	0.93 ±0.04 bc	0.78 ±0.02 bc	0.17 ±0.00 ab
N12	S1A3	0.75 ±0.03 b	14.15 ±1.57 c	1.77 ±0.29 de	0.33 ±0.05 cd	0.71 ±0.07 bc	0.65 ±0.03 cde	0.12 ±0.01 de
	S2A2	0.87 ±0.02 ab	23.64 ±1.63 b	3.66 ±0.24 b	0.37 ±0.01 cd	0.67 ±0.01 bc	0.65 ±0.03 cde	0.16 ±0.01 bcd
	S3A1	0.81 ±0.01 ab	17.18 ±0.18 bc	2.81 ±0.14 bcd	0.96 ±0.04 b	0.88 ±0.04 bc	0.63 ±0.05 de	0.16 ±0.01 bcd
	CK	0.93 ±0.02 a	38.43 ±1.35 a	7.66 ±0.15 a	1.98 ±0.17 a	1.89 ±0.40 a	0.89 ±0.02 a	0.20 ±0.00 a

注：不同入侵程度加拿大一枝黄花处理：**S1.** 1 株加拿大一枝黄花种植；**S3.** 3 株加拿大一枝黄花种植；**S1A3.** 1 株加拿大一枝黄花混种 3 株艾草；**S2A2.** 2 株加拿大一枝黄花混种 2 株艾草；**S3A1.** 3 株加拿大一枝黄花混种 1 株艾草；N0、N5、N12 分别表示不同氮添加处理：**N0.** 自然土壤 0 g m^{-2} yr^{-1}；**N5.** 低氮添加 5 g m^{-2} yr^{-1}；**N12.** 高氮添加 12 g m^{-2} yr^{-1}；同一列不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different invasion levels of *Solidago canadensis:* **S1.** Single *Solidago canadensis* planting; **S3.** Three *Solidago canadensis* plants; **S1A3.** One *Solidago canadensis* plant mixed with three *Artemisia argyi* plants; **S2A2.** Two *Solidago canadensis* plants mixed with two *Artemisia argyi* plants; **S3A1.** Three *Solidago canadensis* plants mixed with one *Artemisia argyi* plant; N0, N5, N12 represent different nitrogen addition treatments: **N0.** Natural soil 0 g m^{-2} yr^{-1}; **N5.** Low nitrogen 5 g m^{-2} yr^{-1}; **N12.** High nitrogen 12 g m^{-2} yr^{-1}; Different letters in the same column indicate a significant difference ($P < 0.05$).

表 2 加拿大一枝黄花凋落叶化感作用双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA analysis of on litter allelopathy of *Solidago canadensis*

处理 Treatment	因变量 Dependent variable	***df***	**F**	***P***
氮沉降 Nitrogen deposition	根长 Root length	2	30.394	**0**
	株高 Plant height	2	5.338	**0.007**
	叶长 Leaf length	2	1.484	0.234
	发芽率 Germination rate	2	3.499	**0.036**
	发芽速度指数 Germination speed index	2	0.754	0.475
	萌发活力指数 Germination vitality index	2	12.609	**0**
	幼苗鲜重 Fresh weight of seedlings	2	23.462	**0**
	总酚 Total phenol	2	203.625	**0**
	总黄酮 Total flavones	2	43.972	**0**
	综合化感指数 RIS	2	12.648	**0**
入侵程度 Invasion degree	根长 Root length	4	16.058	**0**
	株高 Plant height	4	1.664	0.169
	叶长 Leaf length	4	4.353	**0.004**
	发芽率 Germination rate	4	1.941	0.114
	发芽速度指数 Germination speed index	4	4.37	**0.003**
	萌发活力指数 Germination vitality index	4	10.389	**0**
	幼苗鲜重 Fresh weight of seedlings	4	9.8	**0**
	总酚 Total phenol	4	15.438	**0**

	总黄酮 Total flavones	4	10.265	**0**
	综合化感指数 RIS	4	11.798	**0**
氮沉降 * 入侵程度 Nitrogen deposition * Invasion degree	根长 Root length	8	8.941	**0**
	株高 Plant height	8	1.306	0.256
	叶长 Leaf length	8	7.625	**0**
	发芽率 Germination rate	8	1.979	**0.063**
	发芽速度指数 Germination speed index	8	1.779	**0.098**
	萌发活力指数 Germination vitality index	8	2.807	**0.01**
	幼苗鲜重 Fresh weight of seedlings	8	2.353	**0.028**
	总酚 Total phenol	8	3.749	**0.004**
	总黄酮 Total flavones	8	0.889	0.538
	综合化感指数 RIS	8	3.077	**0.006**

注：同一列加粗表示差异显著($P < 0.05$)。

Note: Bold data in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

2.2 加拿大一枝黄花浸提液综合化感效应分析

由表 3 可以看出，不同处理的凋落叶浸提液对莴苣种子均表现出抑制作用。相同的入侵程度下，与 N0 处理相比，N5 处理增加了凋落叶浸提液的抑制强度，其中在 S2A2 时抑制程度增加了 27%；N12 处理在仅存在加拿大一枝黄花生长（S1 和 S3）时减轻了凋落叶浸提液的抑制作用，对其他入侵程度无显著影响。N5 与 N12 氮处理的抑制差异说明适当的氮添加可以有效的增强加拿大一枝黄花的综合化感作用。

在相同氮添加时，不同入侵程度也能显著影响浸提液的化感作用。在有本地物种艾草竞争的情况下（S1A3、S2A2 和 S3A1 时），三种氮处理都随着加拿大一枝黄花存在比例的增加，浸提液的化感作用显著减弱。这说明艾草与加拿大一枝黄花的的混种对加拿大一枝黄花的化感作用会产生一定的影响作用。

双因素方差分析结果表明: 无论是氮沉降还是入侵程度，加拿大一枝黄花凋落叶均显著影响莴苣种子。两者共同作用下，略微减轻凋落叶的综合化感指数，但仍产生了显著影响（表 2）。

表 3 加拿大一枝黄花凋落叶综合化感指数和化感物质含量

Table 3 Synthetical allelopathic index and allelochemical contents of *Solidago canadensis*

氮沉降 Nitrogen deposition	入侵程度 Invasion degree	综合化感指数 *RIS*	总酚 Total phenol (mg g^{-1})	总黄酮 Total flavones (mg g^{-1})
N0	S1	-4.66 ±0.12 abcde	0.16 ±0.01 e	0.77 ±0.14 bc
	S3	-4.58 ±0.20 abcde	0.22 ±0.01 de	0.85 ±0.07 bc
	S1A3	-5.15 ±0.28 cde	0.20 ±0.01 de	1.05 ±0.03 b
	S2A2	-4.17 ±0.19 ab	0.19 ±0.00 de	0.80 ±0.06 bc
	S3A1	-4.09 ±0.11 ab	0.22 ±0.02 de	0.82 ±0.08 bc
N5	S1	-4.76 ±0.36 abcde	0.34 ±0.01 bc	1.02 ±0.07 b
	S3	-4.95 ±0.10 bcde	0.39 ±0.03 b	1.04 ±0.14 b
	S1A3	-5.44 ±0.17 e	0.48 ±0.02 a	1.50 ±0.12 a

	S2A2	-5.29 ±0.16 cde	0.38 ±0.02 b	1.13 ±0.12 ab
	S3A1	-4.44 ±0.12 abcd	0.33 ±0.01 bc	0.81 ±0.07 bc
	S1	-3.90 ±0.20 a	0.16 ±0.02 e	0.50 ±0.09 c
	S3	-3.77 ±0.18 a	0.20 ±0.03 de	0.51 ±0.10 c
N12	S1A3	-5.41 ±0.32 de	0.26 ±0.01 cd	0.84 ±0.12 bc
	S2A2	-4.13 ±0.22 ab	0.20 ±0.02 de	0.48 ±0.06 c
	S3A1	-4.42 ±0.16 abc	0.14 ±0.01 e	0.40 ±0.05 c

注：同一列不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

2.3 氮添加和入侵程度对凋落叶总酚和总黄酮含量的影响

无论是氮添加还是入侵程度，两者单独处理均显著影响加拿大一枝黄花凋落叶化感物质含量。两者共同作用下，仍显著影响了总酚含量，但对总黄酮无显著影响（表 2）。由表 3 可知，在相同入侵程度下，与 N0 处理相比，加拿大一枝黄花凋落叶中总酚含量在 N5 处理上升而在 N12 处理时下降。在有氮添加土壤，相同氮添加下，凋落叶总酚含量随着本地植物艾草竞争的减少而下降。在 N5 处理 S1A3 时凋落叶总酚含量最高，比 N0 处理 S1A3 时升高了 140%，在 N12 处理 S3A1 时凋落叶总酚含量最低，比 N0 处理 S3A1 时降低了 33%。

对于总黄酮，加拿大一枝黄花凋落叶总黄酮含量与总酚含量有相同的趋势。在 N5 处理 S1A3 时凋落叶总黄酮含量最高，比 N0 处理 S1A3 时升高了 50%；在 N12 处理 S3A1 时凋落叶总黄酮含量最低，比 N0 处理 S3A1 时降低了 51%。化感物质的差异说明氮处理和不同入侵程度可能是通过影响加拿大一枝黄花落叶化感物质含量来影响凋落叶的化感作用。

3 讨论与结论

研究发现，植物凋落叶可通过淋溶、挥发和分解等途径释放化感物质到土壤环境。这些化感物质会改变细胞分裂、伸长以及膜渗透性等显微结构，干涉幼苗能量代谢、矿物质的吸收和光合作用等过程(Kansoh et al., 2009)，进而影响其他植物的萌发与生长(Mei et al., 2005; Sun et al., 2006)。在本研究中，莴苣种子在萌发生长时，受到加拿大一枝黄花水浸提液抑制，且不同部位对水浸提液的化感物质敏感性存在一定的差异。与株高、叶长和叶宽相比，凋落叶对根长生长的抑制作用更显著。这可能是因为在莴苣种子生长过程中，植物的幼根最先接触到化感物质，更容易受到其影响(Turk & Tawaha, 2003)。根长的抑制能降低其养分吸收能力进而抑制植物生长，同时，莴苣幼苗的叶长同样被显著抑制，这可能阻碍莴苣幼苗生长过程中的光合速率，导致其无法迅速积累有机物质(Huang et al., 2013)，最终影响其在群落中的

竞争能力，这在一定程度上有利于加拿大一枝黄花的入侵。本研究结果表明，加拿大一枝黄花凋落叶具有较强的化感作用，可以显著的抑制莴苣的萌发和生长，其中莴苣根部对化感抑制最敏感。

总酚和总黄酮是入侵植物重要的化感物质，其含量的多少显著影响了植物的化感作用。在自然环境中，它们不仅可以直接抑制其他本地植物的生长，它们还可以强烈影响土壤生物群的活动。例如，来自铺散矢车菊(*Centaurea diffusa*)根部的 8-羟基喹啉在土壤中具有抗菌活性(Vivanco et al., 2004)。多酚以其对草食动物和病原体的防御作用而闻名，它可以直接作为产卵剂、引诱剂或威慑剂，来保护植物免受虫害的侵害。例如，入侵植物飞机草(*Chromolaene odorata*)释放到土壤中的总酚类物质可以抑制当地土壤病原体的生长(Mangla et al., 2008.)。凋落叶中化感物质的含量受到植物生长周期、选择压力和其他物种竞争等多种因素影响。有学者研究发现植物化感物质释放量会随着氮沉降的变化而变化。氮沉降的增加会引起木荷(*Schima superba* Gardn.)和马尾松(*Pinus massoniana*)化感物质释放量的增加(肖辉林，2009)，五爪金龙(*Ipomoea cairica*)凋落叶的化感作用在中、高氮水平有效增强(Chen et al., 2016)。在本研究中，相同入侵程度时，低氮沉降(N5)处理往往比不施氮(N0)或高氮沉降(N12)处理的化感作用显著提高，且凋落叶中的化感物质也有相同的趋势。其可能的原因是植物产生化感物质的多少，不仅取决于有机体的生理特性，也与外界营养条件有关。这可能是因为在资源贫乏（无氮添加）时，生态位竞争剧烈，加拿大一枝黄花需要首先满足地下根部的生长需求以获取更多的营养资源(Luo et al., 2014)。屠臣阳等(2013)对黄顶菊(*Flaveria bidentis*)的研究也发现了同样现象，即入侵种能有效在低氮生境中提高生长速率，保证其竞争优势。相比之下，N5 处理显著增加了凋落叶中的化感物质可能是由于氮沉积增加了植物对氮的有效性，这将减少加拿大一枝黄花在生长过程中对地下生物量的分配，而增加地上生物量(Kansoh et al., 2009; Hess et al., 2018)。同时需要增加凋落叶中化感物质的含量抑制其他本地物种的生长以帮助自身生存扩张。N12 处理化感物质显著低于 N5 处理，可能是因为在营养充足（高氮添加）条件下加拿大一枝黄花的生长已不处于氮限制状态(Luo et al., 2014)。其种间资源竞争趋于弱化，减少了凋落叶中的化感物质含量分配，彼此安全共生。此外，杨鹏等(2018)研究发现增施氮肥可以有效延长加拿大一枝黄花的叶片寿命并显著增加了分株产量，这极大地促进了其克隆繁殖，提高了其在群落中的竞争力(Yang et al., 2018)。这可能是入侵植物重要的生长策略。总之，本研究结果回答了第一个科学问题，氮沉降会增强入侵植物对本地植物的化感作用。

不仅氮沉降，本地竞争物种的存在同样显著影响凋落物的化感物质含量。越来越多的研究表明，植物能对邻近植物进行化学识别，进而调控是否合成并释放相应的化感物质抑制邻近植物，这种现象被称作为植物化学识别通讯(Pettersson et al., 2008; Li et al., 2016)。孔垂华等(2016)发现小麦在有杂草存在的情况下，会分泌化感物质抑制周边的杂草生长。随着邻近植物的数量的增多（种间竞争强度增加），植物释放化感物质的量也随之增加。与前人研究结果相似，本研究发现，在相同氮添加处理下，加拿大一枝黄花入侵初期(S1A3)凋落叶化感物质含量显著高于入侵后期(S3A1)，表明种间竞争强度（入侵程度）对加拿大一枝黄花化感物质含量有显著影响，而 S1 和 S3 的加拿大一枝黄花化感作用无差异，说明种内竞争对加拿大一枝黄花的化感物质的释放无影响。本研究结果印证了第二个科学问题，不同竞争水平（种间竞争）会影响凋落物的化感作用。

双因素方差显示氮沉降与入侵程度均显著影响凋落叶中总黄酮含量，但两者交互作用下，对总黄酮含量无显著影响，这可能就是导致氮添加和不同入侵程度对加拿大一枝黄花化感作用的影响显著，但交互作用下凋落叶综合化感指数影响略微降低的原因。本研究结果表明，氮沉降和竞争水平存在交互作用，两者共同影响凋落物的化感作用。但氮沉降与调节植物化感作用强度的具体内在机制还有待进一步研究。

综上所述，本研究结果表明了加拿大一枝黄花凋落叶对受试本地植物具有较强的化感抑制作用，该作用可能有益其成功入侵。同时，随着氮沉降和入侵过程（种间或种内竞争强度）的改变，加拿大一枝黄花凋落叶中化感物质含量分配也会随之改变，从而表现出不同的化感作用，进而影响其入侵力，一定程度上会加剧其入侵。该结果有助于丰富和发展外来入侵植物拿大一枝黄花化感作用机制。不过结合目前对加拿大一枝黄花化感机制研究来看，加拿大一枝黄花的化感作用是受体植物对其化感物质的响应而表现出来的综合性状，是由众多因素、多种机制共同作用的结果。未来的研究需要结合其他影响因素例如微生物、根系分泌物等深入氮沉降对加拿大一枝黄花的化感作用影响机制。最后，氮沉降作为一个逐渐的全球变化过程，在目前的环境条件下，加强对加拿大一枝黄花的防治和对氮沉降的生态管理迫在眉睫。

参考文献：

BÄRLOCHER F, GRAÇA MAS, 2005. Methods to study litter decomposition: a practical guide[M]. Dordrecht: Spr Neth: 97-100.

BOBBINK R, HICKS K, GALLOWAY J, et al., 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis[J]. Ecol Appl, 20(1): 30-59.

CHOU CH, 2006. Allelopathy: a physiological process with ecological implications[M]. Dordrecht: Spri Neth: 1-9.

CHEN S, QIN Z, SU YJ, et al., 2016. Effects of simulated nitrogen deposition on the seeding growth, photosynthetic characteristics and allelopathic potential of invasive plant *Ipomoea cairica* (L.) Sweet[J]. Allelopathy J, 38(2):183-192.

FOWLER D, COYLE M, SKIBA U, et al., 2013. The global nitrogen cycle in the twenty-first century[J]. Phil Trans Roy Soc B-biol sci, 368(1621): 20130164.

FANG F, GUO SL, HUANG H, et al., 2007. On effects of maceration extract from *Solidago canadensis* in flower period on seed germination and hrow of three crops[J]. Bull Bot Res, 27(05): 569-573. [方芳，郭水良，黄华，等，2007. 开花期加拿大一枝黄花水浸提液对 3 种作物种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 植物研究，27(5): 569-573.]

HIERRO JL, CALLAWAY RM, 2003. Allelopathy and exotic plant invasion[J]. Plant Soil, 256(1): 29-39.

HUANG B, LEI Y, QIN L, et al., 2012. Chemical composition and cytotoxic activities of the essential oil from the inflorescences of *Solidago canadensis* L., an invasive weed in southeastern china[J]. J Essenot Oil Bear Plant, 15(4): 667-671.

KASSIM MJ, HUSSIN MH, ACHMAD A, et al., 2011. Determination of total phenol, condensed tannin and flavonoid contents and antioxidant activity of *Uncaria gambirextracts*[J]. Indones J Pharma, 32(3): 50-59.

KAUR P, KOHLI RK, 2013. Novel weapon hypothesis for the successful establishment of invasive plants in alien environments[J]. Invasive Plant Ecol, 23(6): 19-28.

KEANE RM, CRAWLEY MJ, 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis[J]. Trend Ecol Evol, 17(4): 164-170.

LI YH, XIA ZC, KONG CH, 2016. Allelobiosis in the interference of allelopathic wheat with weeds. [J]. Pest Manag Sci, 72(11): 2146-2153.

LI ZH, WANG Q, RUAN X, et al., 2010. Phenolics and plant allelopathy[J]. Molecules, 15(12): 8933-8952.

LIU X, ZHANG Y, HAN W, et al., 2013. Enhanced nitrogen deposition over china[J]. Nature, 494(7438): 459.

LUO Y, GUO W, YUAN Y, et al., 2014. Increased nitrogen deposition alleviated the competitive effects of the introduced invasive plant *Robinia pseudoacacia* on the native tree *Quercus acutissima* [J]. Plant Soil, 385(2): 63-75.

MANGLA S, INDERJIT, CALLAWAY RM, 2008. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants[J]. J Ecol, 96(1): 58-67.

MATSON P, LOHSE KA, HALL SJ, 2002. The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems[J]. AMBIO: A J Human Environ, 31(2): 113-120.

MEI L, CHEN X, TANG J, 2005. Allelopathic effects of invasive weed *Solidago canadensis* on native plants[J]. J Appl Ecol, 16(12): 2379-2382.

NORDIN A, STRENGBOM J, WITZELL J, et al., 2005. Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: implication for the nitrogen critical load[J]. Ambio, 34(1): 20-24.

ORHAN IE, ŞENER B, MUSHARRAF SG, 2012. Antioxidant and hepatoprotective activity appraisal of four selected Fumaria species and their total phenol and flavonoid quantities[J]. Exp Toxicol Pathol, 64(3): 205-209.

YANG P, YANG JX, ZHOU XH, et al., 2018. An invasive population of *Solidago canadensis* is less sensitive to warming and nitrogen-addition than its native population in an invaded range[J]. Biol Invasions, 21(1): 151-162.

PETTERSSON J, NINKOVIC V, GLINWOOD R, et al., 2008. Chemical stimuli supporting foraging behaviour of *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae): volatiles and allelobiosis[J]. Appl Entomol Zool, 43(3): 315-321

REIGOSA MJ, SÁNCHEZ MA, GONZÁLEZ L, 1999. Ecophysiological approach in allelopathy[J]. Crc Crit Rev Plant Sci, 18(5): 577-608.

REN GQ, LI Q, LI Y, et al., 2019. The enhancement of root biomass increases the competitiveness of an invasive plant against a co-occurring native plant under elevated nitrogen deposition[J]. Flora, 261(2019): 151486.

RICKEY MA, ANDERSON RC, 2004. Effects of nitrogen addition on the invasive grass *Phragmites australis* and a native competitor *Spartina pectinata*[J]. J Appl Ecol, 41(5): 888-896.

ROXBURGH SH, SHEA K, WILSON JB, 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence[J]. Ecology, 85(2): 359-371.

SUN BY, TAN JZ, WAN ZG, et al., 2006. Allelopathic effects of extracts from *Solidago canadensis* L. against seed germination and seedling growth of some plants[J]. J Environ Sci, 18(2): 304-309.

TURK MA, TAWAHA M, 2003. Allelopathic effect of black mustard (*Brassica nigra* L.) on germination and growth of wild oat (*Avena fatua* L.)[J]. Crop Prot, 22(4): 673-677.

TU CY, HUANGFU CH, JIANG N, et al., 2013. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of *Flaveria bidentis* in different habitats[J]. Chin Agric Sci Bull, 29(17): 171-176. [屠臣阳，皇甫超河，姜娜，等，2013. 不同生境黄顶菊碳氮磷化学计量特征[J]. 中国农学通报，29(17): 171- 176.]

VIVANCO JM, BAIS HP, STERMITZ FR, et al., 2004. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: Novel weaponsand exotic invasion[J]. Ecol Lett, 7(1): 285-292.

WAN LY, QI SS, DAI ZC, et al., 2018. Growth responses of Canada goldenrod (*Solidago canadensis* L.) to increased nitrogen supply correlate with bioavailability of insoluble phosphorus source[J]. Ecol Res, 33(1): 261-269.

WANG C, ZHOU J, LIU J, et al., 2017. Responses of soil N-fixing bacteria communities to invasive species over a gradient of simulated nitrogen deposition[J]. Ecol Eng, 98(1): 32-39.

WANG N, CHEN H, 2019. Increased nitrogen deposition increased the competitive effects of the invasive plant *Aegilops tauschii* on wheat[J]. Acta Physiol Plant, 41(10): 9.

WU N, MEI Y, SHI CY, et al., 2016. Chemical constituents and biological activities of the invasive plant Canadian *Solidago canadensis*[J]. Jiangsu Agric Sci, 44(5): 5-9. [吴娜，梅艳，石艳春，等，2016. 入侵植物加拿大一枝黄花的化学成分及其生物活性综述[J]. 江苏农业科学，44(5): 5-9.]

XIAO HL, 2009. Effects of nitrogen deposition on the allelopathy of three dominant tree species and their significance to plant species invasion[D]. Guangzhou: South China Botanical Garden CAS: 1-144.[肖辉林，2009. 氮沉降对三种林型优势树种化感作用的影响及对植物种入侵的意义[D]. 广州：中国科学院华南植物园: 1-144.]

YANG R, MEI L, TANG J, et al., 2007. Allelopathic effects of invasive *Solidago canadensis* L. on germination and growth of native Chinese plant species[J]. Allelopathy J, 19(1): 241-248.

YAN J, ZHANG XY, CHEN X, et al., 2016. Effects of rhizosphere soil microorganisms and soil nutrients on competitiveness of *Bidens pilosa* with different native plants[J]. Biodivers Sci, 24(12): 1381-1389. [闫静，张晓亚，陈雪，等，2016. 三叶鬼针草与不同本地植物竞争对土壤微生物和土壤养分的影响[J]. 生物多样性，24(12): 1381- 1389.]

ZIHARE L, BLUMBERGA D, 2017. Insight into bioeconomy *Solidago canadensis* as a valid resource brief review[J]. Energy Proced, 128(1): 275-280.